

НЕРВНАЯ СИСТЕМА SCUTARIELLIDAE (TURBELLARIA, TEMNOCERPHALIDA)

Б. И. Иоффе, Е. А. Котикова

Зоологический институт АН СССР, Ленинград

У двух видов скутариеллид, изученных методами выявления холинэстеразы и реконструкции по сериям срезов, нервная система устроена одинаково. Она включает гантелевидный мозг, 3 пары продольных стволов, 1 кольцевую и 2 полукольцевых комиссуры и дополнительные ганглии в основаниях щупалец. Кроме ганглиев, по одной паре нервных клеток имеется в кольцевой комиссуре и в вентральных стволах перед кольцевым нервом присоски. В области мозга обнаружены клетки нейросекреторного характера. Строение нервной системы подтверждает общность происхождения Scutariellidae с остальными семействами темноцефалид, но не дает оснований сближать Temnocephalida и Udonellida.

Скутариеллиды ведут комменсальный или паразитический образ жизни на креветках семейства Atyidae. Имеющиеся в литературе данные о нервной системе скутариеллид (Annandale, 1912; Plate, 1914; Honjô, 1937; Matjasič, 1959) скудны и противоречивы. Между тем строение нервной системы скутариеллид представляет значительный интерес для изучения целого ряда вопросов филогении и эволюционной морфологии плоских червей.

Материалом для работы послужили *Troglocaridicola mrazeki* и *Scutariella georgica* с креветки *Troglocaris anophthalmus* из пещеры в Западной Грузии (Иоффе и Джанашвили, 1981).¹ Изучение нервной системы проводилось методом выявления холинэстераз (Котикова, 1967) и путем реконструкции по сериям срезов, окрашенных азановым методом по Гейденгайну после фиксации жидкостью Гелли. Поскольку строение нервной системы у обоих видов оказалось практически одинаковым, мы даем для них единое морфологическое описание.

НЕРВНАЯ СИСТЕМА *Tr. MRAZEKI* И *S. GEORGICA*

Мозг у скутариеллид гантелевидный, дугообразно изогнут над задним концом глотки или пищеводом, располагается в конце передней трети тела. Центральная часть мозга занята нейропилем, имеющим на срезах мелкогранулярную структуру. По периферии мозга располагаются тела нейронов, заметные благодаря ядрам (рис. 1, а; см. вклейку). Диаметр последних составляет 3—4 мкм, ядрышко в них не выявляется.

Нервные стволы имеют на срезах такую же структуру, как нейропилеи мозга. Вентральные и латеральные стволы довольно мощные и хорошо видны на срезах (рис. 2, а), дорсальные стволы очень тонкие и выявляются только гистохимически (рис. 1, в—д; 2, б). Перед половым отверстием вентральные и латеральные стволы несколько сближаются. В этом месте все 3 пары стволов соединены кольцевой комиссурой. Вентральный и вентролатеральный участки комиссуры имеют такую же толщину, как стволы, остальные отделы комиссуры тонкие. В вентролатеральных частях комиссуры имеется по одному ядру, явно

¹ Авторы выражают искреннюю благодарность к. б. н. Р. А. Джанашвили и дирекции Цхалтубского комплекса пещер за помощь в организации полевых исследований.

принадлежащему нервной клетке (рис. 2, а). С вентральным отделом комиссуры связан также кольцевой нерв, окружающий половое отверстие (рис. 1, в). Далее назад вентральные и латеральные стволы опять расходятся, а затем снова

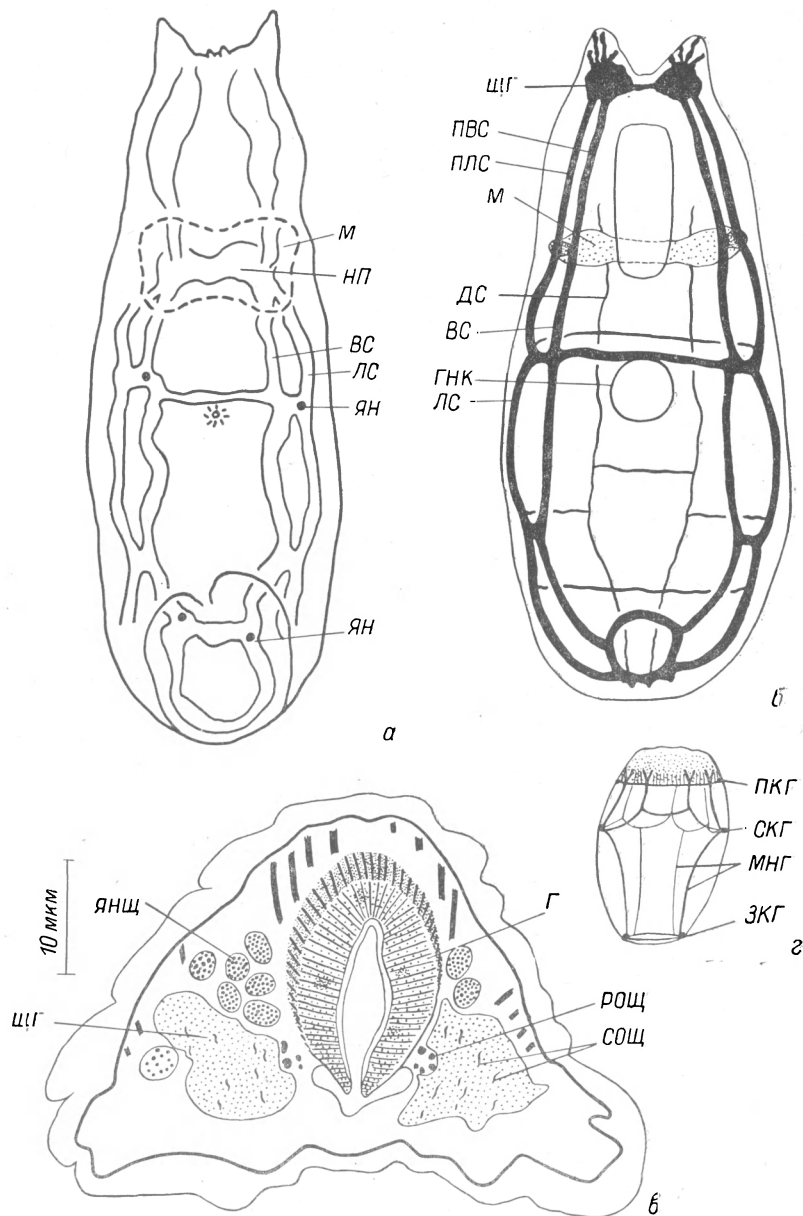


Рис. 2. Строение нервной системы Scutariellidae.

а — нервная система *Scutariella georgica*, реконструкция; б — схема строения нервной системы *Tr. mrazeki* по результатам выявления ХЭ; в — щупальцевые ганглии *Tr. mrazeki*; г — схема иннервации глотки *Tr. mrazeki*. ЗКГ — задняя комиссура глотки; ПКГ — передняя комиссура глотки; РОЩ — мышечные волокна, раздвигающие основания щупалец; СОЩ — мышечные волокна, сдвигающие основания щупалец; СКГ — средняя комиссура глотки; ЯН — ядра нейронов; ЯНЩ — ядра нейронов щупальцевого ганглия. Остальные обозначения те же, что и на рис. 1.

сближаются. Здесь располагается вторая — полукольцевая комиссура. Ее вентролатеральные отделы также весьма мощные и хорошо заметны на срезах. Дорсолатеральные отделы тонкие, могут быть слегка сдвинуты вперед. Перемычка между дорсальными стволами заметно отнесена вперед, вентральные стволы между собой не соединяются. Перед задним концом тела у большинства животных ясно различается еще одна тонкая полукольцевая комис-

сура, связывающая между собой латеральные и дорсальные стволы. Нервная система присоски представлена кольцевым нервом, к которому присоединяются все три пары стволы. В вентральных стволах вблизи места их соединения с нервным кольцом присоски заметны ядра одной пары нервных клеток (рис. 2, а).

Вперед от латеральных участков мозга к основаниям щупалец отходит пара передних стволы. Приблизительно посередине между мозгом и ртом они несколько утолщаются (рис. 2, а). В основаниях щупалец к передним стволам примыкает группа ядер, число которых составляет около 10—15 (рис. 2, в). По виду они совершенно соответствуют ядрам нейронов мозга и располагаются столь же тесно. Кроме передних стволы, какие-либо структуры, с которыми можно было бы связать эти ядра, здесь отсутствуют. Гистохимически в основаниях щупалец выявляются значительные скопления ХЭ-положительного материала. От него отходят нервы к дистальным концам щупалец и чувствительным околоротовым папиллам (см. Иоффе и Джанашивили, 1981). Сказанное выше дает все основания говорить о существовании у изученных видов дополнительных — щупальцевых — ганглиев. Щупальцевые ганглии соединены между собой короткой поперечной комиссурой. Вперед от дорсальной части мозга отходит еще одна пара тонких и коротких нервы, возможно, представляющих собой продолжение дорсальных стволы (рис. 2, б). Однако они далеко не достигают щупальцевых ганглиев.

Ранее щупальцевые ганглии были описаны у *Caridinicola* (Annandale, 1912), но никому из последующих исследователей обнаружить их не удавалось. Учитывая значительное морфологическое однообразие строения в семействе, а также примитивность рода *Caridinicola*, более или менее выраженные щупальцевые ганглии несомненно можно считать свойственными всем *Scutariellidae*.

Данные, полученные гистохимическим методом и путем реконструкции, хорошо согласуются между собой. В частности, на удачных препаратах возле вентролатеральных отделов кольцевой комиссуры и в задней части вентральных стволы выявляются шаровидные скопления ХЭ-положительного материала (рис. 1, з). Это хорошо согласуется с обнаружением здесь двух пар ядер, которые, таким образом, со значительной долей уверенности можно считать ядрами холинэргических нейронов. В одном отношении результаты изучения нервной системы гистохимическим и морфологическим методами заметно различаются. На срезах ясно видно, что вентральные и латеральные стволы отходят от мозга общими корешками, а вперед от мозга идет только одна пара стволы. Напротив, на холинэстеразных препаратах вентральные и латеральные стволы независимо доходят до мозга и продолжают вперед от него, так что с каждой стороны тела от мозга к щупальцевым ганглиям идут два ХЭ-положительных тяжа (рис. 1, б; 2, б). Это расхождение объясняется тем, что в состав стволы входят отростки не только холинэргических, но и других нервных клеток. В частности, в образовании передних стволы принимают участие отростки нейросекреторных клеток, которые реакции на ХЭ не дают. Таким образом, мы можем видеть на холинэстеразных препаратах два тонких тяжа холинэргических отростков, составляющих лишь часть различаемого морфологически мощного ствола. Отметим, что у балканских скутариеллид также описана только одна пара нервы, идущих вперед от мозга, в то время как у *Caridinicola* даже морфологическими методами выявляются с каждой стороны тела по два таких нерва, вскоре сливающихся между собой (Honjō, 1937; Matjašić, 1959).

Иннервацию глотки осуществляют 4 меридиональных нерва, два из них заметно сближены между собой (рис. 2, з). У заднего конца глотки и в начале ее второй трети меридиональные нервы соединены кольцевыми комиссурами. Еще ближе к переднему концу глотки располагается третье нервное кольцо. Передняя и средняя комиссуры связаны между собой несколькими (7?) короткими меридиональными коннективами, которые впереди от третьей комиссуры раздваиваются и иннервируют чувствительные папиллы переднего конца глотки. Кроме того, по всей поверхности глотки имеется довольно густой плексус из очень тонких волокон. Как связана нервная система глотки с вентраль-

ными стволами (или мозгом), проследить не удалось. Интересно отметить, что наряду с чертами радиальной симметрии в нервной системе глотки ясно выражена билатеральная симметрия.

Перед мозгом и позади него у обоих изученных видов располагаются клетки, которые (насколько об этом можно судить по морфологическим данным — без специальных опытов) можно считать нейросекреторными. Форма их более или менее овальная, иногда неправильная. Наибольший диаметр самых крупных клеток, лежащих четко попарно, 15—16 мкм. Цитоплазма их приобретает после окраски азаном по Гейденгайну голубой или синий цвет. Выраженной реакции на белки и кислые мукополисахариды она не дает. Пузырьковидное ядро достигает 7—8 мкм, ядрышко — 2—3 мкм. В крупных клетках ядрышек нередко два. Размеры самых мелких клеток, у которых еще различаются ядрышко и характерная окраска цитоплазмы, приближаются к размерам нейронов мозга. У мелких клеток, лежащих перед мозгом, связь с ним часто видна совершенно отчетливо (рис. 1, а). В некоторых случаях у более крупных клеток удается заметить и второй отросток, направляющийся в область щупальцевого ганглия. Перед мозгом число нейросекреторных клеток довольно велико, позади него их удается обнаружить 3 или 4 пары. У *T. mrazeki* перед мозгом различается одна пара крупных клеток. У *S. georgica* такого не наблюдается и вообще создается впечатление, что предмозговые нейросекреторные клетки развиты у этого вида слабее. Максимальных размеров у него достигают обычно клетки одной из пар, лежащих позади мозга.

ОБСУЖДЕНИЕ

Мелкие размеры скутариеллид, как это видно и из материалов настоящего сообщения, не позволяют подробно изучить топографию их нервной системы чисто морфологическими методами. Специальные работы по нервной системе скутариеллид до сих пор отсутствовали, поэтому многие особенности ее строения, которые хорошо видны на срезах, также оставались неописанными. Имевшиеся в литературе сведения в целом ограничивались констатацией наличия у скутариеллид мозга, двух пар стволов и одной или двух пар нервов, идущих от мозга к щупальцам.

Проведенные исследования позволили выявить у Scutariellidae нервную систему обычного для плоских червей ортогонального типа с тремя парами продольных стволов, что характерно для Neorhabdocoela и всех родственных им форм, и тремя комиссурами. Вместе с тем нервная система скутариеллид демонстрирует целый ряд продвинутых черт строения: 1) строгую упорядоченность в расположении большей части нервных структур, которая проявляется в практически одинаковом строении нервной системы не только в пределах вида, но и двух разных (хотя и близких) родов; 2) значительную концентрацию и дифференциацию проводящего аппарата, выражающуюся в резком различии мощности разных пар стволов и разных отделов комиссур; 3) наличие дополнительных щупальцевых ганглиев и особых нейронов, связанных с иннервацией присоски и совокупительного аппарата, (последнее не следует смешивать с сохранением за пределами мозга многочисленных неупорядоченно расположенных нейронов в примитивных нервных системах некоторых турбеллярий). Морфологическая продвинутость нервной системы скутариеллид, на наш взгляд, особенно ярко демонстрирует прогрессивный характер эволюции нервной системы плоских червей при переходе к паразитизму (Котикова, 1979; Иоффе, 1981а), поскольку мелкие размеры скутариеллид исключают аналогичное влияние увеличения размеров тела.

Нервная система темноцефалид семейства Temnoscaphalidae характеризуется наличием в области полового отверстия «генитального мозга» (Иоффе, 1981а). Некоторые участки V и VI кольцевых комиссур у Temnoscaphalidae усилены до толщины стволов; нервные узлы, образующиеся при соединении этих комиссур с вентральными и дорсолатеральными стволами (которые гомологичны латеральным стволам Scutariellidae и Neorhabdocoela), содержат в центре нейропилеподобный материал, а по периферии — тела нейронов. Естественно,

что у мелких Scutariellidae трудно ожидать столь же богатого развития нервной системы в области полового аппарата, как у Temnocerphalidae, достигающих относительно крупных для турбеллярий размеров. Тем не менее в усилении вентролатеральных и вентрального участков кольцевой комиссуры и в наличии здесь пары нейронов у Scutariellidae нельзя не усмотреть очевидного сходства с генитальным мозгом Temnocerphalidae.

Кроме того, у Temnocerphalidae имеются нейросекреторные клетки, совершенно сходные с таковыми скутариеллид по расположению, характеру окраски и типу отростков. Наиболее крупные из таких клеток, достигающие у *T. semperi* диаметра 140 мкм, лежат перед мозгом, а наиболее мелкие приближаются по размерам к нейронам мозга. Единственное отличие между нейросекреторными клетками Scutariellidae и Temnocerphalidae состоит в том, что у последних они никогда не встречаются позади мозга, но это отличие непринципиально.

Наличие одинаковых нейросекреторных клеток и характерное развитие нервной системы в области полового аппарата представляют собой специфические признаки сходства между Scutariellidae и Temnocerphalidae. Вместе с другими морфологическими особенностями, типичными для всех Temnocerphalida (Иоффе, 1981б), они свидетельствуют против предположения Вильямс (Williams, 1981) о независимом от остальных семейств происхождении Scutariellidae.

Иванов (1952), изучавший строение *Udonella caligorum*, не усмотрел в строении удонеллид признаков особой близости к темноцефалидам. Однако высказывалось и предположение (Matjasič, 1959), что Udonellida могут быть близки к темноцефалидам. Основанием для него служит прежде всего определенное габитуальное сходство удонеллид и Scutariellidae. На возможность родства между темноцефалидами и удонеллидами указали также Пуговкин с соавторами (1977), изучившие нервную систему удонеллид. Полученные данные по строению нервной системы Scutariellidae не дают оснований в поддержку такого предположения. Для темноцефалид, как уже отмечалось, характерно усиленное развитие нервной системы в области полового аппарата с образованием более или менее выраженного генитального мозга и хорошо развитая система иннервации присоски, не снабженная, однако, дополнительными ганглиями. У Udonellida, напротив, в области полового отверстия какие-либо специальные нервные структуры отсутствуют, нервная система присоски фактически ограничена плексусом, но в связи с ней стоит мощный дополнительный задний мозг. Нервная система Temnocerphalidae еще менее похожа на таковую удонеллид, чем нервная система Scutariellidae (Иоффе, 1981а). В целом можно констатировать, что сходство между нервной системой Temnocerphalida и Udonellida не выходит за пределы параллелизма, связанного с паразитическим образом жизни. То же самое можно сказать и о выделительной системе этих двух групп. Генито-интестинальное соединение, присутствующее у всех известных темноцефалид (Иоффе, 1981б), у удонеллид отсутствует. И темноцефалиды и удонеллиды несомненно принадлежат к одному кругу форм, близких по строению к турбелляриям отряда Neorhabdosoela, но признаки, которые указывали бы на более тесную связь этих групп, на наш взгляд, отсутствуют.

Л и т е р а т у р а

- И в а н о в А. В. Строение *Udonella caligorum* Johnston, 1835 и положение Udonellida в системе плоских червей. — Паразитол. сб. ЗИН АН СССР, 1952, т. 14, с. 112—163.
- И о ф ф е Б. И. Строение темноцефалид и морфологические изменения при переходе к паразитизму у плоских червей. — Паразитология, 1981а, т. 15, вып. 3, с. 209—218.
- И о ф ф е Б. И. Строение и филогенетические связи темноцефалид (Turbellaria). — Зоол. журн., 1981б, т. 60, вып. 5, с. 661—672.
- И о ф ф е Б. И., Д ж а н а ш в и л и Р. А. Первое обнаружение темноцефалид (Turbellaria: Scutariellidae) на территории СССР. — Паразитология, 1981, т. 15, вып. 2, с. 170—174.
- К о т и к о в а Е. А. Гистохимический метод изучения морфологии нервной системы у плоских червей. — Паразитология, 1967, т. 1, вып. 1, с. 79—81.
- К о т и к о в а Е. А. Особенности эволюции нервного аппарата цестод. — Тр. ЗИН АН СССР, 1979, т. 84, с. 34—38.
- П у г о в к и н А. П., М и н и ч е в Ю. С., Т и м о ф е е в а Т. А. Нервная система *Udonella caligorum* Johnston (Turbellaria, Udonellida). — Паразитология, 1977, т. 11, вып. 1, с. 3—8.

- Annandale N. Fauna symbiotica indica. 4. Caridinicola, a new type of Temnocephaloidea. — Rec. Indian Mus., 1912, vol. 7, pt 3, p. 243—252.
- Honjō I. Physiological studies on the neuromuscular system of lower worms. I. Caridinicola indica. — Mem. Coll. Sci., Kyoto Imp. Univ., ser B, 1937, vol. 12, N 2, p. 187—240.
- Matjašič J. Morfologija, biologija in zoogeografija evropskih temnocefalov in njihov sistematski položaj. — Razprave Slov. Acad. Znan. in Umetn., Cl. IV, 1959, N 5, s. 141—181.
- Plate L. Untersuchungen zur Fauna Ceylons nach der Sammlungen von L. Plate. I. Über zwei ceylonische Temnocephaliden. — Jenaische Z. Naturwiss., 1914, Bd 51, H. 4, S. 707—722.
- Williams J. B. Classification of the Temnocephaloidea (Platyhelminthes). — J. Nat. Hist., 1981, vol. 15, N 2, p. 277—299.

NERVOUS SYSTEM OF THE SCUTARIELLIDAE (TURBELLARIA, TEMNOCEPHALIDA)

B. I. Ioffe, E. A. Kotikova

S U M M A R Y

Nervous system has a similar structure in the two species studied by reconstruction from series of slides and by revealing of cholinesterase. It includes a dumbbell-shaped brain, 3 pairs of longitudinal trunks, one ring and two demiring commissures, and a pair of additional ganglia at the bases of tentacles. In addition to ganglia there is one pair of nervous cells in the ring commissure and one pair in the ventral trunks anteriorly to the nervous ring of the sucker. Cells of neurosecretory type are revealed near the brain. The structure of the nervous system proves that Scutariellidae have common origin with the other families of temnocephalids but does not imply a close relationship between Temnocephalida and Udonellida.

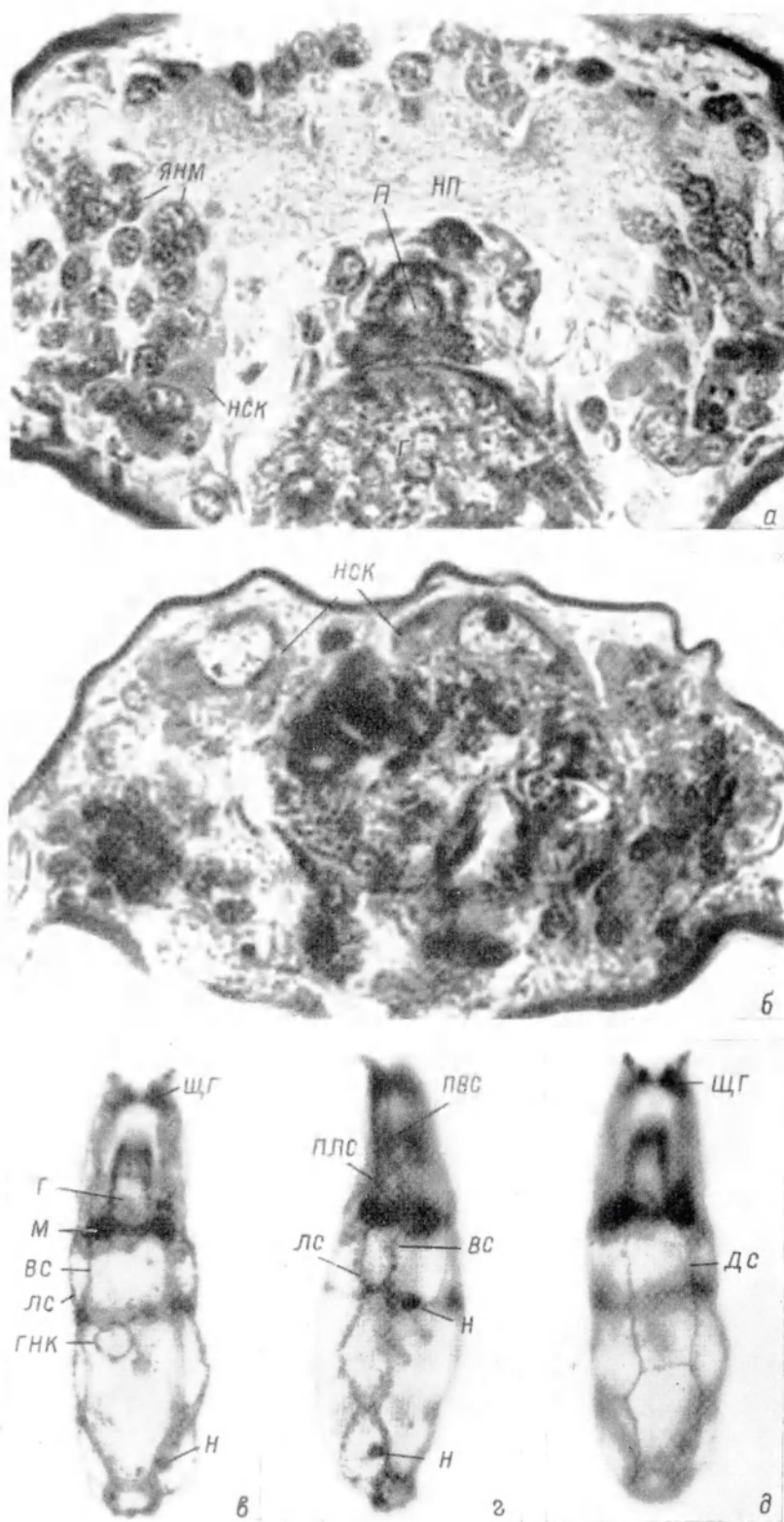


Рис. 1. Строение нервной системы Scutariellidae.

а — мозг *Troglacaridicola mrazeki* (поперечный срез), $\times 1700$; б — предмозговые нейросекреторные клетки *Tr. mrazeki* (поперечный срез), $\times 1700$; в-д — нервная система *Tr. mrazeki* (общий вид), реакция на ХЭ, $\times 100$; в — с брюшной стороны; г — со спинной стороны. ВС — вентральный ствол; Г — глотка; ГНК — генитальное нервное кольцо; ДС — дорсальный ствол; ЛС — латеральный ствол; М — мозг; Н — нейрон; НП — нейропил; НСК — нейросекреторная клетка, П — пищевод; ПДС — передний участок вентрального ствола; ПЛС — передний участок латерального ствола; ЩГ — щупальцевый ганглий; ЯНМ — ядра нейронов мозга.